植 物 分 类 与 资 源 学 报　2013, **35** (1): 1～10
Plant Diversity and Resources　DOI: 10.7677/ynzwyj201312066

铃子香属的叶表皮微形态特征及其分类学意义*

向春雷[1], 陈　丽[1], 陈亚萍[1,2], 胡国雄[1,2], 彭　华[1**]
(1 中国科学院昆明植物研究所生物多样性与生物地理学重点实验室, 云南 昆明　650201;
2 中国科学院大学, 北京　100049)

摘要: 研究了铃子香属 (*Chelonopsis*) 及其近缘类群毛药花属 (*Bostrychanthera*) 共 16 种植物在光镜和扫描电镜下叶表皮微形态特征。结果表明: 除等齿铃子组外, 铃子香属其它种类的叶表皮细胞多为不规则形; 叶表皮细胞垂周壁式样可分为平直至弓形, 深波状两种类型。所有种类的气孔器都只分布于下表皮且均为不规则型; 保卫细胞的形状在种间几无差别, 气孔外拱盖内缘的纹饰也都近平滑, 表现出了高度的一致性。角质膜有三种类型, 即山脊状, 长条状, 具颗粒状或雪花状附属物。叶表皮细胞形态特征及角质膜类型为铃子香属内组、系或种的划分提供了重要证据。此外, 两个亚属内气孔密度的不同可能与各自的生长环境有密切的关系。

关键词: 锥花族; 唇形科; 微形态特征; 分类学
中图分类号: Q 944　　**文献标识码**: A　　**文章编号**: 2095-0845(2013)01-001-10

Leaf Epidermal Microfeatures of *Chelonopsis* (Lamiaceae: Lamioideae) and Its Taxonomical Significance*

XIANG Chun-Lei[1], CHEN Li[1], CHEN Ya-Ping[1,2], HU Guo-Xiong[1,2], PENG Hua[1**]
(1 *Key Laboratory of Biodiversity and Biogeography*, *Kunming Institute of Botany*, *Chinese Academy of Sciences*, Kunming 650201, China; 2 *University of Chinese Academy of Sciences*, Beijing 100049, China)

Abstract: Leaf epidermis of 16 species from *Chelonopsis* and its related taxa, *Bostrychanthera deflexa*, were examined under both light microscope and scanning electronic microscope. As a result, all species are characterized with irregular leaf epidermis cells, except those of sect. *Aequidens* (*C. souliei*, *C. forrestii* and *C. albiflora*), which are nearly rectangular. Two kinds of anticlinal walls of adaxial epidermis cells can be distinguished: sinuous and straight-arched. Stomatal apparatuses, whose density varies in different species, can only be found in abaxial epidermis. Highly consistent in all examined species are the type of guard cells and the smooth inner margin of outer stomatal rim. What's more, three cuticular patterns are recognized: ridged, long striped, and with snow flaked or granulate appendages. Consequently, Characters of leaf epidermis in *Chelonopsis*, such as pattern of epidermal cell and cuticular ornamentation, are of great significance in understanding the relationships at both infrageneric and interspecific levels. In addition, density of stomatal apparatuses may be correlated with the habitat of some species in *Chelonopsis*.

Key words: Tribe Gomphostemmateae; Lamiaceae; Microfeatures; Taxonomy

铃子香属 (*Chelonopsis* Miq.) 为东亚特有属 (Mabberley, 1997), 隶属于唇形科野芝麻亚科。该属一直被认为有 16 种 (吴征镒和李锡文, 1977; Li 和 Hedge, 1994), 但最近的分类修订工作认为该属共 13 种 3 变种 (向春雷和彭华, 2008; Xiang 等, 2009), 加之最近 Weckerle 等 (2009) 描述产自四

* 基金项目: 国家自然科学基金 (31100164, 31110103911); 中国科学院知识创新工程重要方向性项目 (KSCX2-EW-J-24, KSCX2-EW-Z-1)
** 通讯作者: Author for correspondence; E-mail: hpeng@mail.kib.ac.cn
收稿日期: 2012-05-03, 2012-07-11 接受发表
作者简介: 向春雷 (1984-) 男, 博士, 助理研究员, 主要从事植物分类和分子系统学研究。E-mail: xiangchunlei@mail.kib.ac.cn

川的一新种，该属实则有14种3变种。其中3种零星分布于日本（Murata 和 Yamazaki，1993），11种主要分布于我国云南、四川等地（吴征镒和李锡文，1977），另有一变种 *C. souliei*（Bonati）Merr. var. *cashmerica*（Mukerjee）C. L. Xiang & H. Peng 分布于克什米尔地区（Mukerjee，1942；Hedge，1990；向春雷和彭华，2008；向春雷，2009）。

铃子香属最早被置于铃子香亚族（Bentham，1848，1876；Briquet，1895-1897；Cantino，1985），然而，一些形态学研究证据表明该属与毛药花属（*Bostrychanthera* Benth.）、火把花属（*Colquhounia* Wall.）、锥花属（*Gomphostemma* Wall. ex Benth.）等可能有亲缘关系（Cantino，1987；Ryding，1994，2007；Wagstaff 等，1995）。Scheen 等（2007）对铃子香亚族进行了分子系统学研究，结果表明该亚族不是一个单系类群，铃子香属和产于欧洲的 *Melitis* L. 属应排除在外。最近，基于叶绿体 *rps*16，*trn*L-*trn*F 序列的分子系统学研究结果进一步表明，铃子香属与毛药花属、锥花属构成一个单系类群，因此 Scheen 等（2010）依此建立了一个新族，即锥花族 tribe Gomphostemmateae，来阐明该属的系统学位置，该族的成立得到了其他研究结果的支持（Bendiksby 等，2011）。

迄今为止，有关该属的形态学研究较为有限。在细胞学研究方面，铃子香属仅有三个种的染色体数目见于报道（Funamoto，2007）。花粉形态学研究相对较多，如 Abu-Asab 和 Cantino（1994）在对野芝麻亚科的花粉形态进行研究时，包括了丽江铃子香（*C. lichiangensis* W. W. Sm.）和齿唇铃子香（*C. odontochila* Diels），研究结果表明二者均具超网状外壁纹饰。Xiang 等（2013）对该属的14种1变种的花粉形态进行了详细研究，研究发现花粉粒的外壁纹饰在该属的亚属及组，甚至种间的分类等级上有着重要的分类学价值，且其花药的髯毛结构可能与传粉适应有关。

在叶表皮解剖学研究方面，Abu-Asab 和 Cantino（1987）对大萼铃子香（*C. forrestii* Anthony）和 *C. moschata* 的叶表皮毛被类型及气孔类型进行了研究，并认为铃子香属与欧洲铃子香亚族的其它几个属间的系统发育关系较远。Xiang 等（2010）对铃子香属叶表皮毛被微形态结构及毛被分布情况进行了光镜和扫描电镜观察，认为叶片毛被类型及毛被分布情况支持该属内两个亚属及组的划分，但同时也与种类的生境及海拔有一定的关系。迄今为止，有关该属叶表皮其它形态特征如叶表皮细胞形状、气孔器类型等的研究却未见报道。

在唇形科植物中，叶表皮解剖学特征有着重要的分类学意义（Rudall，1979，1980；Cantino，1990）。因此，为了对该属的叶表皮结构特征有更为全面的了解和深入的认识，本研究在全面取样的基础上，对铃子香属植物种类进行了叶表皮解剖学研究。研究目的有三：第一，描述和报道铃子香属及其近缘类群的叶表皮细胞形状特征、角质膜等形态特征；第二，揭示这些性状的变异幅度或变异式样；最后，在此基础上分析探讨形态特征在属内或属间的系统学意义和分类价值。

1 材料和方法

1.1 实验材料

用于本研究的材料大部分采自野外，直接用 FAA 固定叶片。少数种类来自中国科学院昆明植物研究所标本馆（KUN）、中科院植物研究所标本馆（PE）、中科院华南植物园（IBSC）及英国皇家植物园邱园标本馆（K）的馆藏腊叶标本（表1）。缩序铃子香（*C. abbreviata* C. Y. Wu）因到目前为止仅有模式标本的采集记录，在几次针对其有限分布范围的野外考察中都未发现该种的分布，从标本上采集叶片会对模式标本造成一定的损坏，故没有对该种的叶表皮形态进行研究。另外，仅分布于克什米尔地区的 *C. albiflroa* var. *cashmerica*（Hedge，1990；向春雷和彭华，2008），国内外几大标本馆（A、IBSC、E、MO、K、KUN、PE）均没有该种的馆藏标本，因而也未能对其进行研究（标本馆缩写参照 Holmgren 等，1990）。白花铃子香（*C. albiflora* Pax & Hoffmann ex Limpricht）尽管已被处理为轮叶铃子香［*C. souliei*（Bonati）Merrill.］的异名（向春雷和彭华，2008），但为了进一步证明该处理是否合理，本研究中也包括了白花铃子香，以期为该处理提供更为丰富的证据。最近的分子系统学研究结果表明（向春雷，2009；Scheen 等，2010），毛药花属与铃子香属有最近的系统演化关系，因此本研究也选取了毛药花属的模式种，即毛药花（*B. deflexa* Benth.），以探讨二者在叶表皮形态特征上的差异。

1.2 实验方法

取经 FAA 溶液固定的叶片中段，在水中反复冲洗后

用开水浸泡数分钟或煮至沸腾，取出后用刀片切成大小约 1 cm × 1 cm 的小块，于 Jeffery 溶液（Stace，1965）中浸泡 4 ~ 24 h，具体时间因材料而异，需要在浸泡过程中进行观察，直至上下表皮能轻易分开为止（Xiang 等，2010）。然后将材料放在清水中漂洗干净，以免影响后面染色等程序。

光镜观察时，取干净的载玻片，于中央滴一滴清水，然后将分离后的叶表皮用解剖针挑起置于水滴中，吸走多余水分，表皮则自动展平。用吸管吸 1% 番红溶液，滴 1 ~ 2 滴于上述材料上，染色 5 min 左右即可。随后用滴管吸取蒸馏水，反复冲洗染色后的表皮，并小心吸掉多余水分。盖上盖玻片，用中性树胶封片，然后在显微镜下观察，拍照。

扫描电镜观察材料，未经任何处理，直接用双面胶将叶片粘在样品台上，喷金镀膜后在 KYKY-1000B 扫描电镜下观察照相，具体操作方法同 Hu 等（2012），所用术语参考 Wilkinson（1979）。

2　结果

铃子香属叶表皮特征见表 2，图 1 ~ 5。

2.1　叶表皮细胞

铃子香属的叶表皮细胞在光学显微镜下通常为不规则形。在所观察的材料中，除了等齿铃子

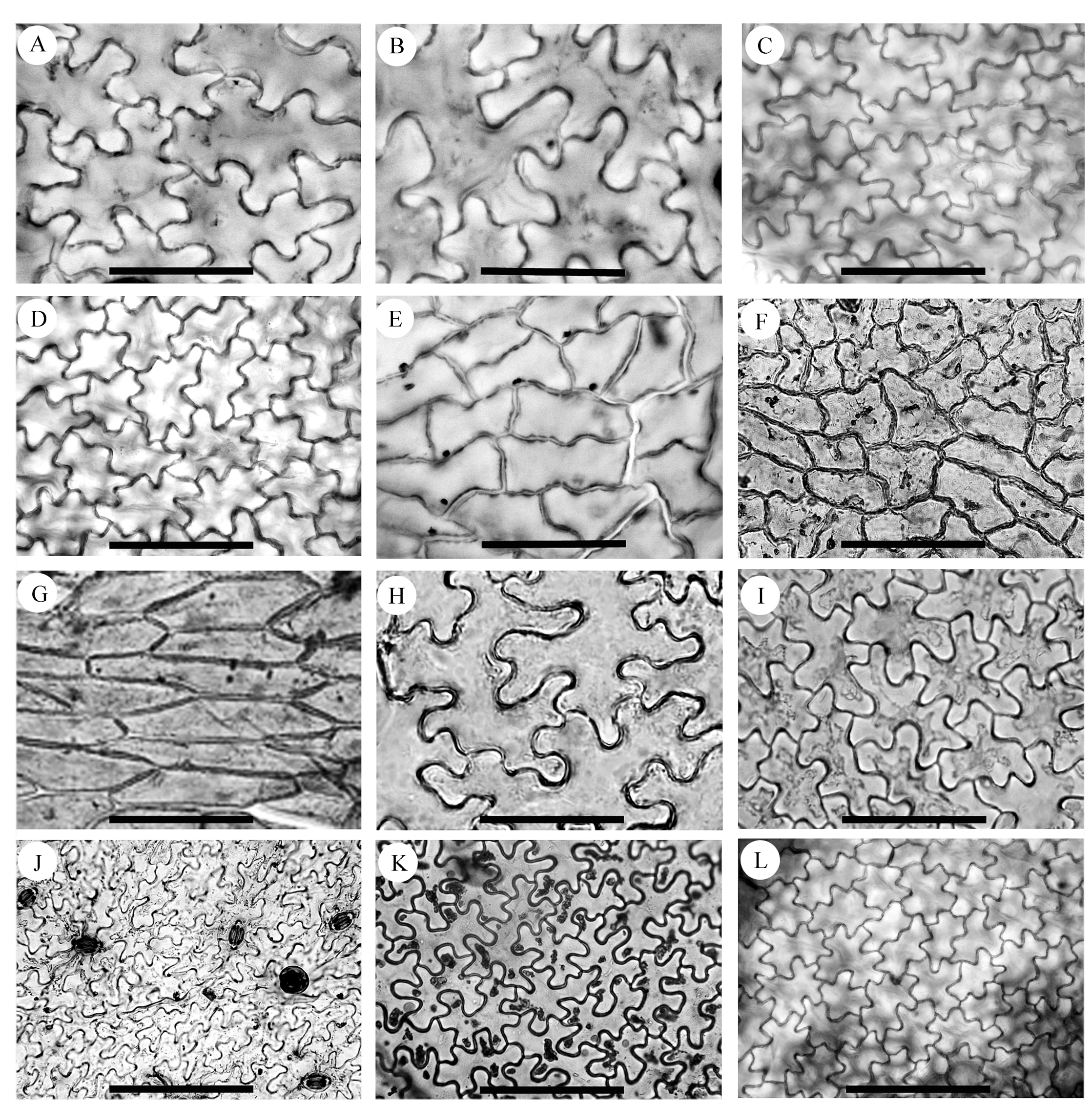


图 1　光镜下铃子香属及近缘属的叶表皮细胞形状

Fig. 1　Characteristics of epidermal cells of *Chelonopsis* and *Bostrychanthera* (LM)

A：*C. moschata*；B：*C. longipes*；C：*C. yagiharana*；D：*C. chekiangensis*；E：*C. albiflora*；F：*C. souliei*；G：*C. forrestii*；H：*C. giraldii*；I：*C. rosea*；J：*C. bracteata*；K：*C. pseudobracteata*；L：*Bostrychanthera deflexa*.

（A–C，E，G–I：bar = 50 μm；J，L：bar = 200 μm；D，F，K：bar = 100 μm）

香组的3个种略微近长方形外（图1：E-G），铃子香亚属、小叶铃子香组的所有种类的表皮细胞都为不规则型（图1：A-D，H-L）。叶表皮细胞垂周壁式样在属内变异不大，大致可分为平直

表1 材料来源及凭证标本

Table 1 Source of plant materials used in the study

分类群 Taxa	采集地点 Locality	凭证标本及存放标本馆 Voucher specimen and herbarium
C. chekiangensis var. *chekiangensis*	浙江，临安（Zhejiang，Lin'an）	向春雷（Xiang CL）0602；KUN
C. chekiangensis var. *brevipes*	广东，乳源（Guangdong，Ruyuan）	邓良（Deng L）5601；KUN
C. longipes	日本，本州（Japan，Honshu）	Okuyama S 377；K
C. moschata	日本，北海道（Japan，Hokkaido）	Boufford DE 22599；KUN
C. yagiharana	日本，东京（Japan，Tokyo）	向春雷（Xiang CL）0601；KUN
C. albiflora	四川，木里（Sichuan，Muli）	彭华，向春雷（Peng H & Xiang CL）HP5240；KUN
C. forrestii	四川，乡城（Sichuan，Xiangcheng）	彭华，向春雷（Peng H & Xiang CL）HP5141；KUN
C. souliei	四川，木里（Sichuan，Muli）	青藏队（Qinghai-Tibet Exped.）14553；KUN
C. giraldii	陕西，汉中（Shaanxi，Hangzhon）	向春雷（Xiang CL）025；KUN
C. odontochila	云南，丽江（Yunnan，Lijiang）	向春雷（Xiang CL）022；KUN
C. rosea	云南，景东（Yunnan，Jingdong）	向春雷（Xiang CL）036；KUN
C. lichiangensis	云南，丽江（Yunnan，Lijiang）	G. Forrest 13587；PE
C. siccanea	云南，怒江（Yunnan，Nujiang）	G. Forrest 22958；IBSC
C. bracteata	云南，丽江（Yunnan，Lijiang）	向春雷（Xiang CL）06070401；KUN
C. pseudobracteata	云南，中甸（Yunnan，Zhongdian）	向春雷（Xiang CL）020；KUN
Bostrychanthera deflexa	广西，兴安（Guangxi，Xin'an）	向春雷（Xiang CL）048；KUN

表2 光镜和扫描电镜下铃子香属及近缘属植物叶表皮特征

Table 2 Leaf epidermal microfeatures of *Chelonopsis* under LM and SEM

分类群 Taxa	上表皮 Upper epidermis		下表皮 Lower epidermis			
	细胞形态 Shape of cells	垂周壁式样 Pattern of anticlinal walls	细胞形态 Shape of cells	垂周壁式样 Pattern of anticlinal walls	气孔大小 Size of stomata /μm²	Stomatal index /%
Subg. *Chelonopsis*						
C. chekiangensis var. *chekiangensis*	Irregular	Sinuous	Irregular	Sinuous	17.8×7.1	17.6
C. chekiangensis var. *brevipes*	Irregular	Sinuous	Irregular	Sinuous	14.3×5.7	14.7
C. longipes	Irregular	Sinuous	Irregular	Sinuous	12.2×7.2	34.5
C. moschata	Irregular	Sinuous	Irregular	Sinuous	12.2×7.7	21.3
C. yagiharana	Irregular	Sinuous	Irregular	Sinuous	11.6×6.6	23.1
Subg. *Aequidens*						
Sect. *Aequidens*						
C. albiflora	Polygonal	Straight-arched	Irregular	Sinuous	12.1×5.7	16.4
C. forrestii	Polygonal	Straight	Irregular	Sinuous	18.5×9.3	15.1
C. souliei	Polygonal	Straight-arched	Irregular	Sinuous	14.7×7.1	13.9
Sect. *Microphyllum*						
Ser. *Roseae*						
C. giraldii	Irregular	Sinuous	Irregular	Sinuous	14.2×5.8	23.3
C. odontochila	Irregular	Sinuous	Irregular	Sinuous	14.5×11.1	12.0
C. mollissima	Irregular	Sinuous	Irregular	Sinuous	18.3×8.4	18.4
C. rosea	Irregular	Sinuous	Irregular	Sinuous	12.4×6.6	15.8
Ser. *Lichiangenses*						
C. lichiangensis	Irregular	Sinuous	Irregular	Sinuous	13.1×7.4	19.7
C. bracteata	Irregular	Sinuous	Irregular	Sinuous	14.8×7.2	17.4
C. pseudobracteata	Irregular	Sinuous	Irregular	Sinuous	14.5×8.5	19.3
Bostrychanthera deflexa	Irregular	Sinuous	Irregular	Sinuous	17.1×7.1	33.1

至弓形，深波状两种类型。

垂周壁平直至弓形（Straight-arched）：这一类型只存在于等齿铃子香组的 3 个种中，占所有种类的 18.75%，即大萼铃子香（图 1：G）、白花铃子香（图 1：E）及轮叶铃子香（图 1：F）。

深波状（Strongly sinuous）：具这类垂周壁式样的种类较多，占所有种类的 81.25%，主要是铃子香亚属中的 *C. moschata*（图 1：A）、*C. longipes* Makino（图 1：B）、*C. yagiharana* Hisauti & Matsuno（图 1：C）、浙江铃子香（*C. chekiangensis* C. Y. Wu，图 1：D）、小叶铃子香系中的小叶铃子香（*C. giraldii* Diels，图 1：H）、玫红铃子香（*C. rosea* W. W. Sm.，图 1：I）、多毛铃子香（*C. mollissima* C. Y. Wu，图 1：K）、丽江铃子香系中的丽江铃子香、具苞铃子香（*C. bracteata* W. W. Sm.，图 1：J）、假具苞铃子香（*C. pseudobracteata* C. Y. Wu & H. W. Li，图 1：K）和毛药花（图 1：L）。

2.2　气孔器

铃子香属及毛药花属所有种类的气孔器都分布于叶片下表皮，上表皮无分布，其类型均为不规则型（表 2）。气孔器的大小在种内变化不大，

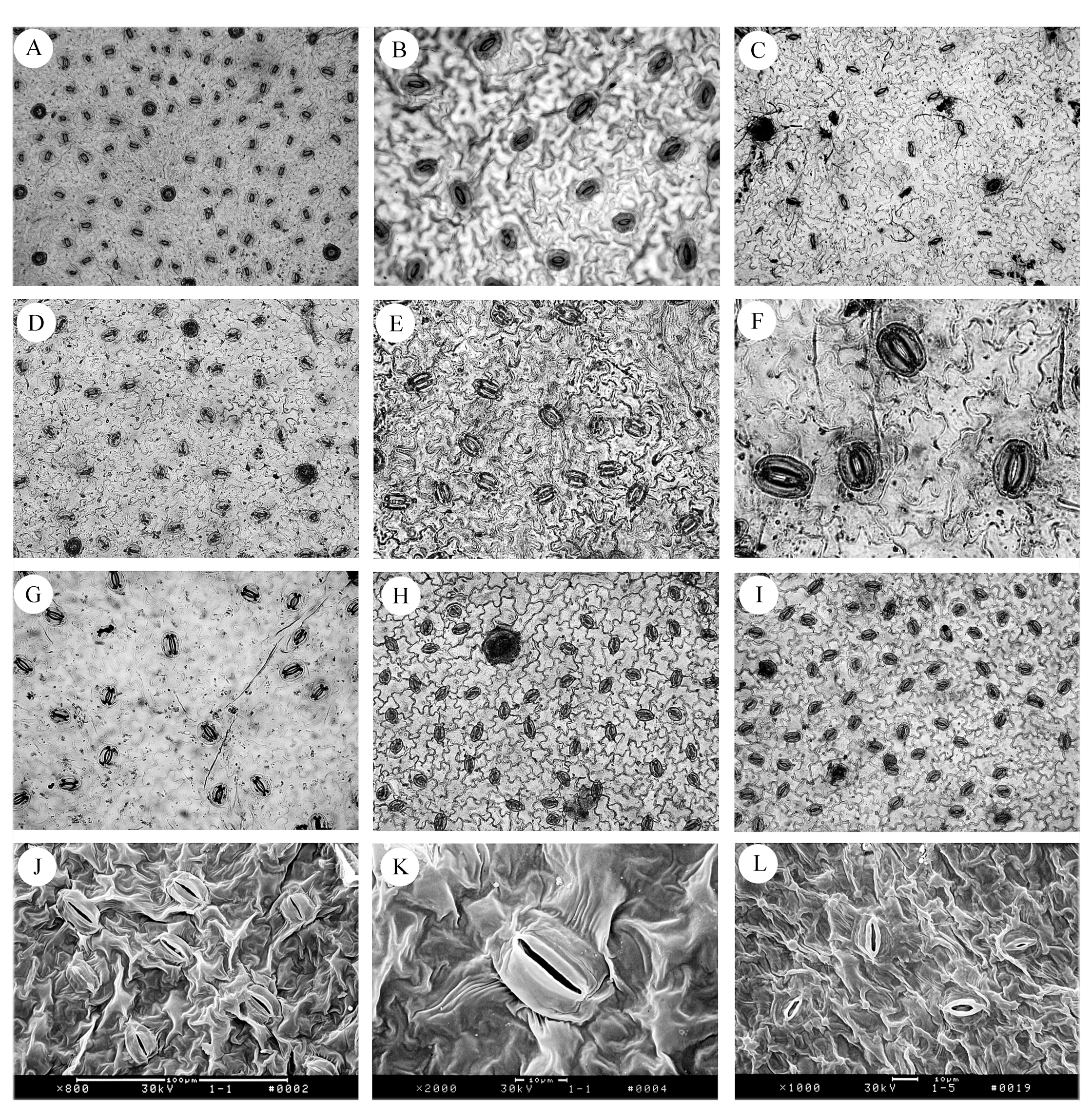


图 2　光镜和扫描电镜下铃子香属气孔形状及分布

Fig. 2　Characteristics and distribution of stomata on abaxial epidermal cells (LM and SEM)

A–I：SEM. A：*B. deflexa*；B：*C. moschata*；C：*C. odontochila*；D：*C. lichiangensis*；E：*C. chekiangensis*；F：*C. pseudobracteata*；G：*C. rosea*；H：*C. yagiharana*；I：*C. longipes*；J–L：SEM. J–K：*C. lichiangensis*；L：*C. mollissima*.（A–I：bar = 10 μm）

一般为10 μm左右，但在种间有一定的差异。气孔器的分布不均匀，分布密度因种而异，如毛药花（图2：A）、*C. longipes*（图2：I）的气孔指数（每个视野单位面积表皮上的气孔器数目除以相应面积上的表皮细胞的数目）分别是33.1%和34.5%，而齿唇铃子香（图2：C）相对要低，仅为12%。

保卫细胞的形状在种间的差别不大。其形状为椭圆形至宽椭圆形，长宽比为1.5～2/1。保卫细胞外壁存在不同形状和不同程度的加厚，即形成气孔外拱盖（outer stomatal ledge or rim）。在所观察的16种（含变种）中，所有下表皮气孔外拱盖内缘的纹饰都近平滑，在属内和属间表现出了高度一致性。此外，所有种类的气孔器均略隆起或与表皮相平（图3～5）。

2.3　角质膜

观察的所有种类叶片表面角质膜都呈条状或山脊状隆起，有些种类还具有颗粒状或雪花状的附属物。按叶片下表皮角质膜的特征，可分为以下三类：

（1）角质膜具山脊状隆起：为最普遍的一种类型，约占所有种类的56.25%。如：*C. moschata*（图3：E）、*C. yagiharana*（图3：K）、白花铃子香（图4：C）、轮叶铃子香（图4：D，F）、大萼铃子香（图4：H）、具苞铃子香（图4：K）、假具苞铃子香（图4：L）、多毛铃子香（图5：F）

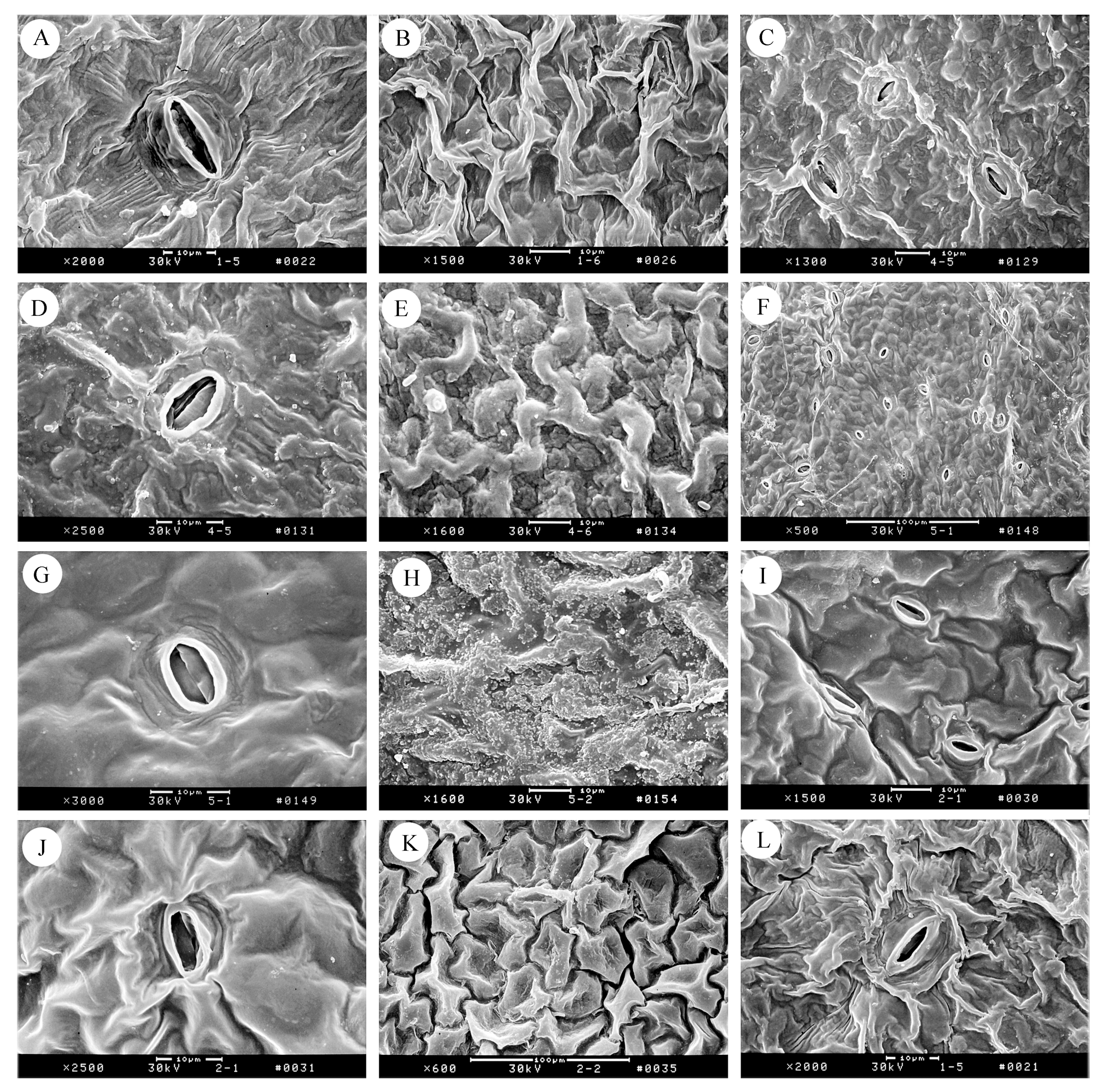


图3　电镜下气孔形态特征

Fig. 3　Characteristics of stoma under scanning electron microscopy (SEM)

A–B: *C. chekiangensis*; C–E: *C. moschata*; F–H: *C. longipes*; I–K: *C. yagiharana*; L: *C. chekiangensis* var. *brevipes*

和齿唇铃子香（图 5：K）。这些种类分属于铃子香属内不同的亚属、组或系，但等齿铃子香组的三个种类全部为此类型。

（2）角质膜具长条状隆起：具这一类型角质膜的种类较少，占所有种类的25%。在铃子香亚属和小叶铃子香系中各占 1 种，分别是浙江铃子香（图3：B）和玫红铃子香（图 5：I）。在丽江铃子香系中有 2 种，分别是丽江铃子香（图 5：C）和干生铃子香（*C. siccanea* W. W. Sm.）（图 5：J）。（3）角质膜具颗粒状或雪花状附属物：仅 2 种具此类型的角质膜，仅占总种类的 12.5%，分别是 *C. longipes*（图 3：H）、小叶铃子香（图 4：J），分别属于等齿铃子香亚属及小叶铃子香组。

3　讨论

根据花萼的特征和生活习性的不同，Wu 等（1965）、吴征镒和李锡文（1977）将铃子香属划分为两个亚属，等齿铃子香亚属（*C.* subg. *Aequidens* C. Y. Wu & H. W. Li）和铃子香亚属（*C.* subg. *Chelonopsis*）。根据叶片的形态特征，等齿铃子香亚属又分为两个组，小叶铃子香组（Sect. *Microphyllum* C. Y. Wu & H. W. Li）和等齿铃子香组（Sect. *Aequidens*）。同时，根据叶形的大小和花冠颜色的不同，小叶铃子香组又被分为两个系，小叶铃子香系（Ser. *Roseae* C. Y. Wu & H. W. Li）和丽江铃子香系（Ser. *Lichiangenses* C. Y. Wu & H. W. Li），该分类系统在一

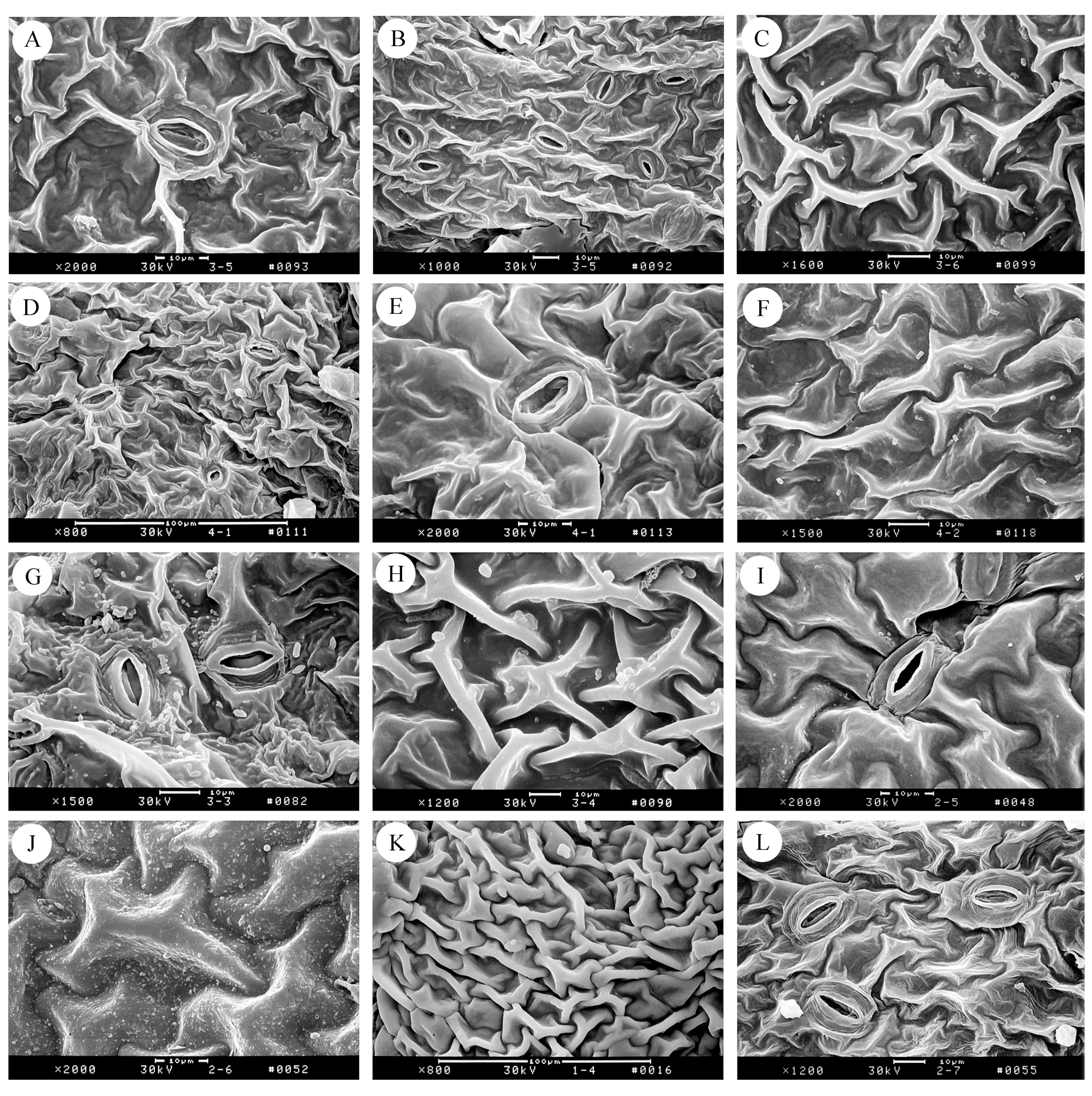


图 4　电镜下气孔形态特征

Fig. 4　Characteristics of stoma under scanning electron microscopy (SEM)

A–C：*C. albiflora*；D–F：*C. souliei*；G–H：*C. forrestii*；I–J：*C. giraldii*；K：*C. bracteata*；L：*C. pseudobracteata*

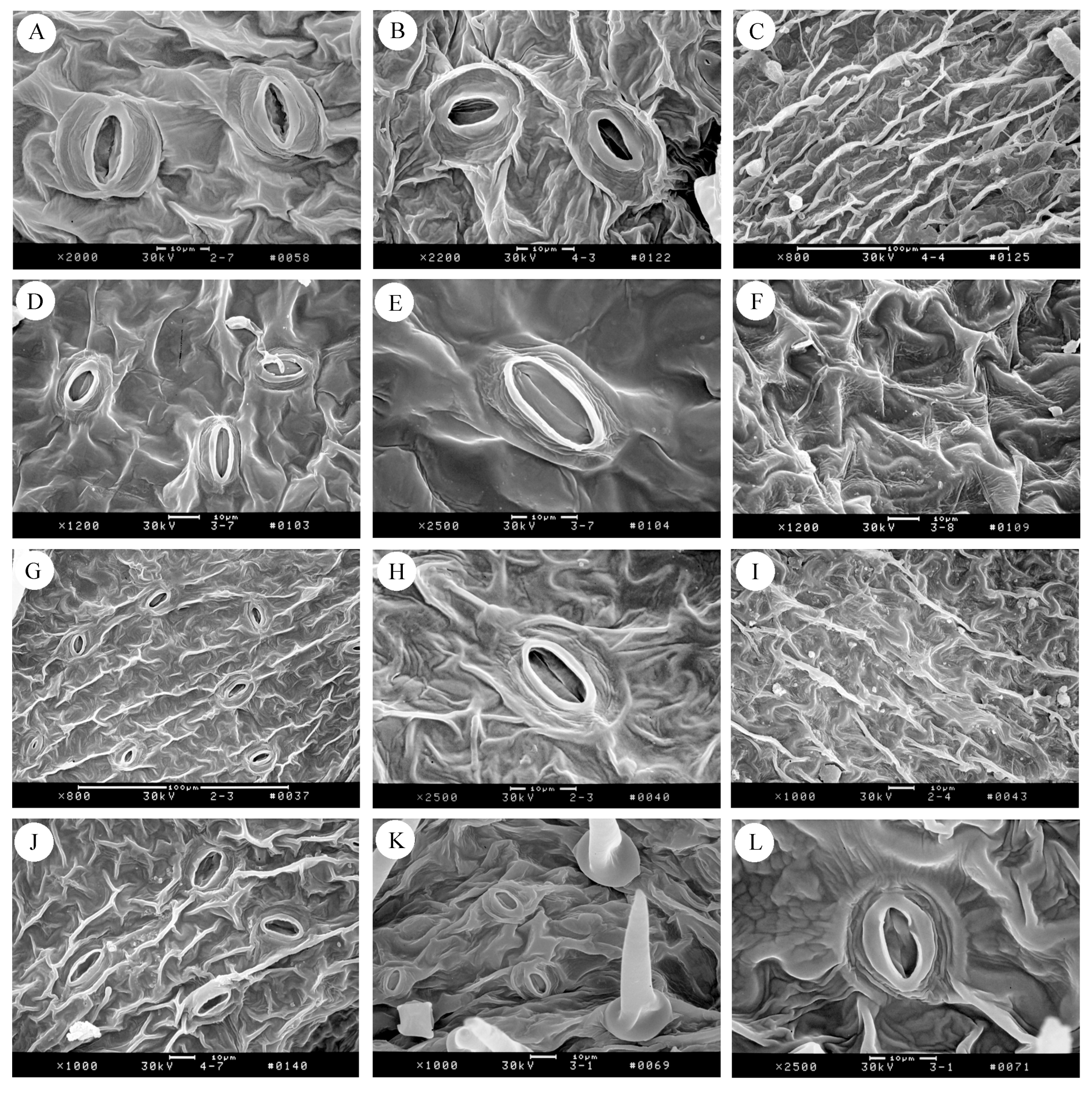


图5 电镜下气孔形态特征

Fig. 5 Characteristics of stoma under scanning electron microscopy (SEM)

A: *C. pseudobracteata*; B–C: *C. lichiangensis*; D–F: *C. mollissima*; G–I: *C. rosea*; J: *C. siccanea*; K–L: *C. odontochila*

定程度上得到了毛被形态学的支持（Xiang 等，2010）。本研究所选取的材料涵盖了该分类系统的全部组、系，同时还包括了最为近缘的类群，即毛药花属（Scheen 等，2010；Bendiksby 等，2011）。叶表皮细胞类型、气孔器及角质膜形态特征虽在亚属水平上不能提供有效的分类依据，但对亚属内组的划分及一些近缘种的区分有着较为重要的分类学意义。

在等齿铃子香亚属内，等齿铃子香组区别于小叶铃子香组的主要形态特征为：叶片均为宽披针形、对生或轮生、叶柄短，而其它种的叶片均为椭圆形至心状椭圆形，且叶柄较长。这种形态上的差异与叶片上表皮细胞的形状差异相一致。等齿铃子香组3个种的叶上表皮细胞为规则多边形（图1：E–G），垂周壁式样为平直至弓形，而小叶铃子香亚组所有种类的叶上表皮细胞为不规则型，垂周壁式样为深波状。此外，在等齿铃子香组的3个种中，叶片对生的大萼铃子香的上表皮细胞狭长，几为长方形（图1：G）。而具轮生叶的两个种，即轮叶铃子香（图1：E）和白花铃子香（图1：F）的上表皮细胞形状极为接近，且叶片下表皮细胞均呈不规则型，垂周壁式样也都为弓形。根据花萼、叶片形态等形态特征及地理分布区的完全重叠，向春雷和彭华

(2008) 将白花铃子香处理为轮叶铃子香的异名，本研究中叶表皮细胞的形状也支持这一观点，从而提供了更为充分的形态学证据。

本研究中所观察到的气孔器为无规则型，这与 Abu-Asab 和 Cantino (1987) 的报道相一致。Cantino (1990) 还曾报道了唇形科中 10 种气孔类型。其中，不规则型 (anomocytic) 和横裂型 (diacytic) 最为普遍，而具有三个辅助细胞的环列型气孔 (Diallelocytic stomata with three subsidiary cells) 几乎存在于荆芥亚科的所有种类中，其它几种类型的气孔都较为少见，只存在于一些特定的类群中。在本研究所观察的所有植物种类中，只发现了不规则型气孔器这一种类型，且都只分布于下表皮，但其分布的密度却因种而异。如分布在日本的 *C. longipes* 气孔指数最高，达到了 34.5%，最低的为齿唇铃子香，仅为 12% (表 2)。从气孔指数来看，铃子香亚属的气孔密度 (平均值为 22.24%) 要高于等齿铃子香亚属 (平均值为 16.89%)，这可能与它们的生长环境有关。在地理分布上，几乎所有等齿铃子香亚属的种类均分布于我国西南地区，且都生长在干热河谷的环境中，水分少，温度高，较少的气孔可更好地控制其蒸腾作用，有利于节约水分，促进植株的生长发育；与此相反，铃子香亚属则分布于我国华南至日本，生长在林下荫湿处、小溪沟旁，温度较低，水分充足，故气孔指数高。这种现象在柳属 (*Salix* L.) 中也存在，即生于潮湿生境中的种类气孔密度相对较大，反之亦然 (Cheng 等, 2008)。

基于分子系统学研究结果，Scheen 等 (2010) 认为毛药花属与铃子香属互为姐妹群，而向春雷 (2009) 的研究结果则认为毛药花属应并入铃子香属，与等齿铃子香属聚为一枝，如此铃子香属才为一个单系类群。二者研究结果差异的主要原因可能在于取样的不同。Scheen 等 (2010) 的分子系统学研究中仅包括铃子香亚属的两个种，而向春雷 (2009) 的研究中所包括的种类更多，几乎包括了该属近 95% 的种类。此外，细胞学证据和毛被形态学研究结果也表明毛药花属与等齿铃子香亚属在形态学性状上更为接近 (Xiang 等, 2010；Funamoto, 2007)。本研究中，气孔密度或能为毛药花属与等齿铃子香亚属的紧密关系提供更为丰富的证据，如上所述，这些种类均具相对较高的气孔指数。

角质膜的隆起式样为一些种类的划分提供了重要的解剖学证据。在铃子香亚属中，分布于中国的浙江铃子香具长条状隆起 (图 3：E)，而分布在日本的 3 个种具山脊状隆起，这与它们的地理分布特征表现出一致性。此外在分布于日本的三个种中，*C. longipes* (图 3：K) 因具有颗粒状的附属物与另外两种显著不同。在外部形态上，该种也因具长 1.5 ~ 3 cm 的总梗而与其它种相区别 (其它种类的总梗长均在 2 ~ 6 mm)，本研究中角质膜的隆起式样为这些种类的划分提供了更为充分的形态学证据。又如，在小叶铃子香系中，小叶铃子香 (图 4：J) 是唯一具有颗粒状附属物的种类。该系的其它种类均分布于西南地区，唯有小叶铃子香分布在秦岭地区的河谷中，且该种的叶片较小，枝条繁密且柔弱下垂，而其它种叶片大，枝条粗壮上举。鉴于叶片毛被的形态解剖学特征，Xiang 等 (2010) 认为将该种处理为单独的一个系更为合理，在此其角质膜具颗粒状附属物这一独特的解剖学特征也充分说明小叶铃子香的独特性。但至于是否应将其处理为单独的一个系，则需要进一步结合分子系统学的证据予以说明。

致谢　刘振稳、刘恩德博士在工作中给予帮助；两名审稿专家提出宝贵意见；中国科学院昆明植物研究所标本馆 (KUN)，中国科学院植物研究所标本馆 (PE)，中国科学院华南植物园 (IBSC) 及英国皇家植物园邱园标本馆 (K) 提供部分研究材料。中国科学院昆明植物研究所樊熙楷先生帮助完成扫描电镜观察。

〔参　考　文　献〕

吴征镒, 李锡文, 1977. 唇形科 [A]. 见：中国植物志 第 65 卷 第 2 分册 [M]. 北京：科学出版社, 1—649

向春雷, 2009. 铃子香属 (唇形科, 野芝麻亚科) 的系统学与分类修订 [D]. 昆明：中国科学院昆明植物研究所 (博士学位论文)

Abu-Asab MS, Cantino PD, 1987. Implications of leaf anatomy in subtribe Melittidinae and related taxa [J]. *Journal of the Arnold Arboretum*, **68**: 1—34

Abu-Asab MS, Cantino PD, 1994. Systematic implications of pollen morphology in subfamilies Lamioideae and Pogostemonoideae

(Labiatae) [J]. *Annals of the Missouri Botanical Garden*, **81**: 653—686

Bendiksby M, Thorbek L, Scheen AC *et al*., 2011. An updated phylogeny and classification of Lamiaceae subfamily Lamioideae [J]. *Taxon*, **60**: 471—484

Bentham G, 1848. Labiatae [A]. In: De Candolle A (ed.), *Prodromus Systematis Naturalis Regni Vegetabilis* [M]. Paris: Treuttel and Würtz, 27—603

Bentham G, 1876. Labiatae [A]. In: Bentham G, Hooker JD (eds.), *Genera Plantarum* [M]. London: Reeve, 1160—1223

Briquet J, 1895-1897. Labiatae [A]. In: Engler HGA, Prantl KAE (eds.), *Die Natürlichen Pflanzenfamiliea* [M]. Berlin: Engelmann, W, 183—375

Cantino PD, 1985. Chromosome studies in subtribe Melittidinae (Labiatae) and systematic implications [J]. *Systematic Botany*, **10**: 1—6

Cantino PD, 1987. Phylogenetic implications of leaf anatomy in subtribe Melittidinae (Labiatae) and related taxa [J]. *Journal of the Arnold Arboretum*, **68**: 1—34

Cantino PD, 1990. The phylogenetic significance of stomata and trichomes in the Labiatae and Verbenceae [J]. *Journal of the Arnold Arboretum*, **71**: 323—370

Chen JH (陈家辉), Sun H (孙航), Yang YP (杨永平), 2008. Leaf epidermal microfeatures of *Salix* (Saliaceae) under scanning electronic microscope and its taxonomical significance [J]. *Acta Botanica Yunnanica* (云南植物研究), **30**: 38—46

Funamoto T, 2007. Comparative chromosomal characters of three Japanese species in *Chelonopsis*, Lamiaceae [J]. *Chromosome Botany*, **2**: 63—66

Hedge IC, 1990. *Chelonopsis* [A]. In: Ali SI, Nasir YJ (eds.), *Flora of Pakistan* [M]. Gordan Collage, Rawalpindi, **192**: 136—137

Holmgren PK, Holmgren NH, Barnett LC, 1990. *Index Herbariorum*, 8th edition [M]. New York: New York Botanical Garden

Hu GX, Balangcod TD, Xiang CL, 2012. Trichome micromorphology of the Sino-Himalayan genus *Colquhounia* (Lamiaceae), with emphasis on taxonomic implications [J]. *Biologia*, **67**: 867—874

Li XW, Hedge IC, 1994. *Chelonopsis* [A]. In: Wu CY, Raven PH (eds.), *Flora of China* [M]. Beijing: Science Press; St. Louis: Missouri Botanical Garden Press, **17**: 135—139

Mabberley DJ, 1997. *A Portable Dictionary of Vascular Plants* [M]. Cambrideg: Cambridge University Press

Mukerjee SK, 1942. The genus *Chelonopsis* Miq. recorded for the first time from India [J]. *The Journal of the Indian Botanical Society*, **21**: 313—317

Murata G, Yamazaki T, 1993. *Chelonopsis* [A]. In: Iwatsuki K, Yamazaki T *et al*., (eds.), *Flora of Japan* [M]. Tokyo: Kodansha Ltd, **3**a: 292—293

Rudall PJ, 1979. Leaf and twig anatomy of *Eriope*, a xeromorphic genus of Labiatae [J]. *Botanical Journal of the Linnean Society*, **78**: 157—180

Rudall PJ, 1980. Leaf anatomy of the subtribe Hyptidinae (Labiatae) [J]. *Botanical Journal of the Linnean Society*, **80**: 319—340

Ryding O, 1994. Pericarp structure in the subtribe Melittidiane (Lamiaceae-Lamioideae) and its systematic implications [J]. *Botanische Jahrbücher für Systematik, Pflanzengeschichte und Pflanzengeographie*, **115**: 547—555

Ryding O, 2007. Amount of calyx fibers in Lamiaceae, relation to calyx structure, phylogeny and ecology [J]. *Plant Systematics and Evolution*, **268**: 45—58

Scheen AC, Bendiksby M, Ryding O *et al*., 2010. Molecular phylogenetics, character evolution, and suprageneric classification of Lamioideae (Lamiaceae) [J]. *Annals of the Missouri Botanical Garden*, **97**: 191—217

Scheen AC, Lindqvist C, Fossdal CG *et al*., 2007. Molecular phylogenetics of tribe Synandreae, a North American lineage of lamioid mints (Lamiaceae) [J]. *Cladistics*, **23**: 1—16

Stace CA, 1965. Cuticular studies as an aid to plant taxonomy [J]. *Bulletin of the British Museum* (*Natural History*) *Botany*, **4**: 1—78

Wagstaff SJ, Olmstead RG, Cantino PD, 1995. Parsimony analysis of cpDNA restriction site variation in subfamily Nepetoideae (Labiatae) [J]. *American Journal of Botany*, **82**: 886—892

Weckerle CS, Huber FK, Yang YP, 2009. A new hysteranthous species of *Chelonopsis* (Lamiceae) from southwest China [J]. *Novon*, **19**: 552—558

Wilkinson HP, 1979. *Anatomy of the Dicotyledons* [M]. 2nd ed. Oxford: Clarendon Press

Wu CY (吴征镒), Li XW (李锡文), Xuan SJ (宣淑洁) *et al*., 1965. Materiae ad floram labiatarum sinensium (1) [J]. *Acta Phytotaxonomica Sinica* (植物分类学报), **10**: 142—146

Xiang CL, Liu ED, Peng H, 2008. A key to the genus *Chelonopsis* (Lamiaceae), and two new combinations: *C. rosea* var. *siccanea* and *C. souliei* var. *cashmerica* comb. nov [J]. *Nordic Journal of Botany*, **26**: 31—34

Xiang CL (向春雷), Peng H (彭华), 2008. Typification of the name *Chelonopsis albiflora* (Labiatae) [J]. *Acta Botanica Yunnanica* (云南植物研究), **30**: 15—16

Xiang CL, Liu ZW, Xu J *et al*., 2009. Validation of the name *Chelonopsis chekiangensis* (Lamiaceae), a species from eastern China [J]. *Novon*, **19**: 133—134

Xiang CL, Dong ZH, Peng H *et al*., 2010. Trichome mircromorphology of the east Asiatic genus *Chelonopsis* (Lamiaceae) and its systematic implications [J]. *Flora*, **205**: 434—441

Xiang CL, Funamoto T, Evangelista EV *et al*., 2013. Pollen morphology of the east Asiatic genus *Chelonopsis* (Lamioideae: Lamiaceae) and allied genera, with reference on its taxonomic implications and potential pollination ecology [J]. *Plant Biosystems*, In press (DOI: 10.1080/11263504.2012.748099)